

УДК 581.9::582.732

**РЕКОНСТРУКЦИЯ ИСТОРИИ РАССЕЛЕНИЯ РОДА PLATANUS
(PLATANACEAE) ПО РЕЗУЛЬТАТАМ КОМПЛЕКСНОГО МОРФОЛОГИЧЕСКОГО
И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА**

**RECONSTRUCTION OF THE HISTORY OF THE DISSEMINATION OF
PLATANUS (PLATANACEAE) AS INFERRED FROM COMPLEX MORPHOLOGICAL
AND MOLECULAR ANALYSES**

*Рослов Максим Станиславович
Roslov Maxim Stanislavovich*

*г. Москва, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
Moscow, Lomonosov Moscow State University
maxim_roslov@mail.ru*

Аннотация: В ходе работы проведен кладистический анализ последовательностей ДНК и морфологических признаков девяти видов рода *Platanus* (Platanaceae) для определения филогенетических взаимоотношений между видами и реконструкции истории расселения. Выделены две основные группы видов: одна включает виды Европы и запада Северной Америки (*P. orientalis*-клада), другая виды Мексики и востока Северной Америки (*P. occidentalis*-клада). Историческая биогеография рода *Platanus* была реконструирована с помощью филогенетической модели, палеоботанических данных и климатических реконструкций. Полученная модель взаимоотношений согласуется с гипотезой викариантного расхождения таксонов, в результате которого предок *P. occidentalis*-клады распространился в Северную Америку через Берингию. Второе расхождение в пределах подрода *Platanus* связано с межконтинентальной дизъюнкцией семиаридных видов после заселения предком *P. orientalis*-клады побережья моря Тетис.

Abstract: Phylogenetic analysis of DNA sequences and morphological characteristics of nine species of *Platanus* (Platanaceae) were conducted to estimate species relationships and analyze biogeographic history. Two major clades were identified: one with species from Europe and western North America (*P. orientalis*-clade), the other with species from eastern North America and Mexico (*P. occidentalis*-clade). The historical biogeography of *Platanus* was interpreted using phylogenetic pattern, the fossil record and climate reconstructions. The pattern of relationships was consistent with a hypothesis of vicariance and the oldest divergence between taxa within the set of area relationships of ((*P. orientalis*-clade), (*P. occidentalis*-clade)) suggested an initial barrier affecting taxa that are now mostly confined to North America. The second oldest divergence within subgen. *Platanus* involves the intercontinental disjunction of semi-arid species from *P. orientalis*-clade, consistent with the Madrean-Tethyan hypothesis.

Ключевые слова: историческая биогеография, платан (*Platanus*), схема расселения, филогенетический анализ, эволюционные модели

Key words: historical biogeography, plane (*Platanus*), pattern of dissemination, phylogenetic analysis, evolutionary patterns

В последние десятилетия молекулярно-генетические методы все чаще используются в ботанических и зоологических исследованиях. Базируясь на данных методах, филогенетика помогает решить биогеографические задачи, связанные с ареалогией и историей расселения.

Цель данной работы – реконструкция истории расселения рода *Platanus* (Platanaceae) на основе анализа сравнительно-морфологических, палеоботанических и молекулярно-генетических исследований. Данный род объединяет 9 видов растений [16] и обладает дизъюнктивным ареалом, включающим восточную и юго-западную части Северной

Америку, Мексику, северо-восточное Средиземноморье (п-ова Балканский и Малая Азия) и Индокитай (Рис. 1).

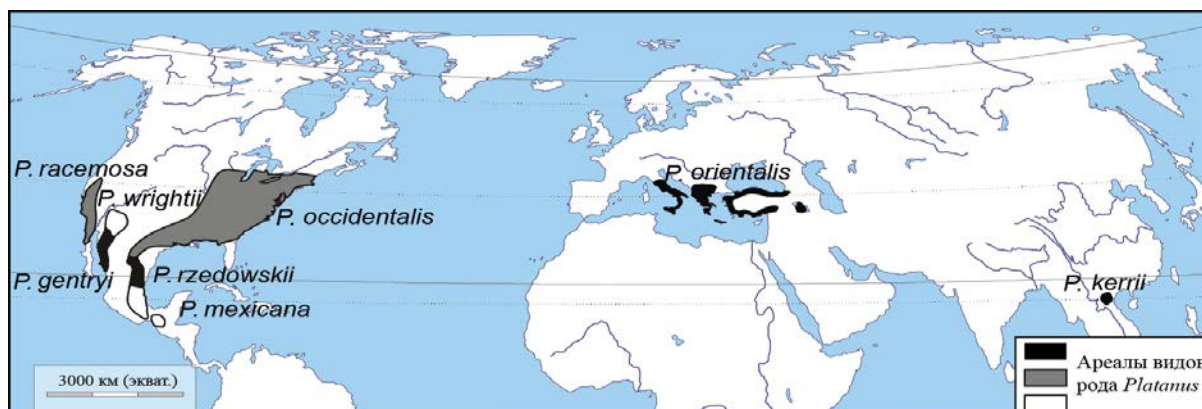


Рис. 1. Ареалы современных видов *Platanus* [5, 12].

Род *Platanus* характеризуется следующими признаками: однодомные анемофильные деревья, часто с пятнистой корой, отслаивающейся крупными кусками; листья опадающие, черешковые, лопатные, с пальчатым жилкованием; прилистники сдвоенные, иногда сросшиеся; соцветия на длинных цветоносах с одной (или более) шаровидной головкой многочисленных цветков; цветки мелкие, правильные, однополые; околоцветник обычно 3–4-членный; чашелистики свободные или сросшиеся в основании; лепестки рудиментарны; тычинки в мужских цветках имеют укороченные тычиночные нити и тетраспорангиатные пыльники; пестичные цветки с 3–4 стаминодиями и 3–8 карпеллами в 2–3 кругах; столбики линейные, с рыльцевой поверхностью на внутренней стороне; семязачаток 1(–2), ортотропный; плоды объединены в шаровидное соплодие, окружены длинными волосками; семя с тонкой семенной кожурой; эндосперм слабо развит; зародыш двудольный [1, 6, 7].

Для реконструкции истории расселения ареала рода *Platanus* были использованы классический и молекулярный подходы, в основе которых лежал метод построения филогенетических деревьев на основании кладистического анализа. Для построения молекулярной модели филогенетических отношений в пределах рода из Genbank [15] были взяты результаты расшифровки последовательностей участков ДНК (ITS 1, 5.8S rRNA gene, ITS 2) всех 9 видов рода *Platanus* (Табл. 1).

Таблица 1. Номера доступа секвенированных последовательностей ДНК в GenBank.

Вид	Номер доступа в GenBank
<i>Platanus kerrii</i> Gagnep.	AY706018.1
<i>Platanus orientalis</i> L.	AY706037.1
<i>Platanus racemosa</i> Nutt.	AY706038.1
<i>Platanus wrightii</i> S.Watson	AY706043.1
<i>Platanus occidentalis</i> L.	AY706033.1
<i>Platanus mexicana</i> Moric.	AY706026.1
<i>Platanus rzedowskii</i> Nixon & J.M.Poole	AY706027.1
<i>Platanus gentryi</i> Nixon & J.M.Poole	AM491970.1
<i>Platanus x acerifolia</i> (Aiton) Willd.	EU366256.1

Морфологическая модель построена на основе составленной по литературным данным [1, 6, 7] матрицы данных морфологических признаков тех же видов. Каждый столбец матрицы был преобразован в последовательность цифр и, как и нуклеотидные последовательности, обработан в программе Jalview методом average distance. В результате

были построены морфологическое (Рис. 2) и молекулярное (Рис. 3) филогенетические деревья.

Сравнивая полученные эволюционные модели, можно отметить значительное их сходство: во-первых, в обоих случаях базальным является *P. kerrii* Gagner.; во-вторых, остальные виды образуют две клады, в одну из которых входят *P. orientalis* L., *P. racemosa* Nutt., *P. wrightii* S.Watson и *P. gentryi* Nixon & J.M.Poole (*P. orientalis*-клада), а во вторую – *P. occidentalis* L., *P. rzedowskii* Nixon & J.M.Poole, *P. mexicana* Moric. и *P. x acerifolia* (Aiton) Willd. (*P. occidentalis*-клада). Схожие результаты опубликованы и другими авторами [3, 5], что позволяет говорить об относительной надежности полученных моделей.

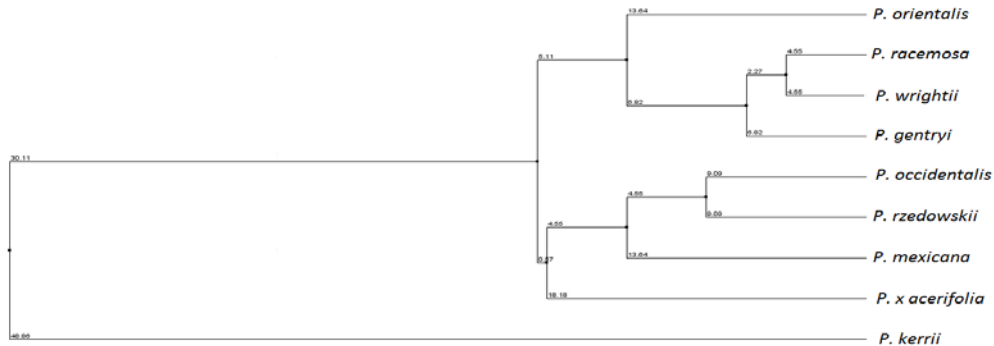


Рис. 2. Морфологическое филогенетическое дерево рода *Platanus*.

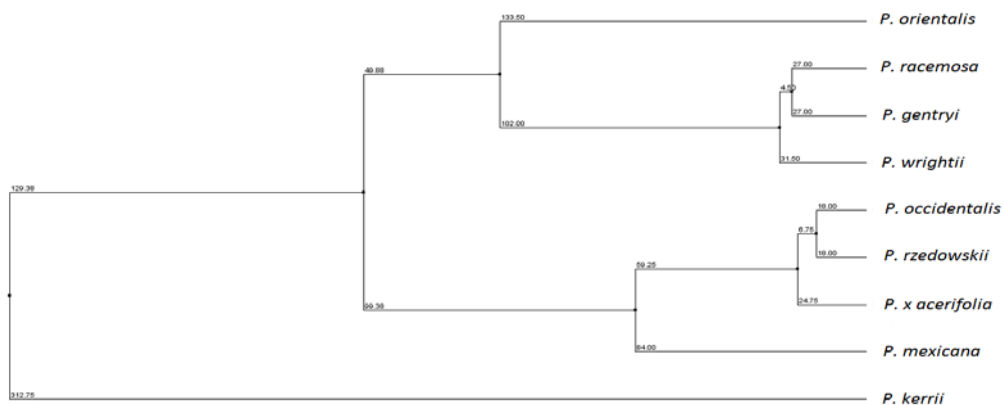


Рис. 3. Молекулярное филогенетическое дерево рода *Platanus*.

После анализа полученных кладограмм и палеоботанических данных (Рис. 4) была предложена следующая модель расселения Platanaceae.

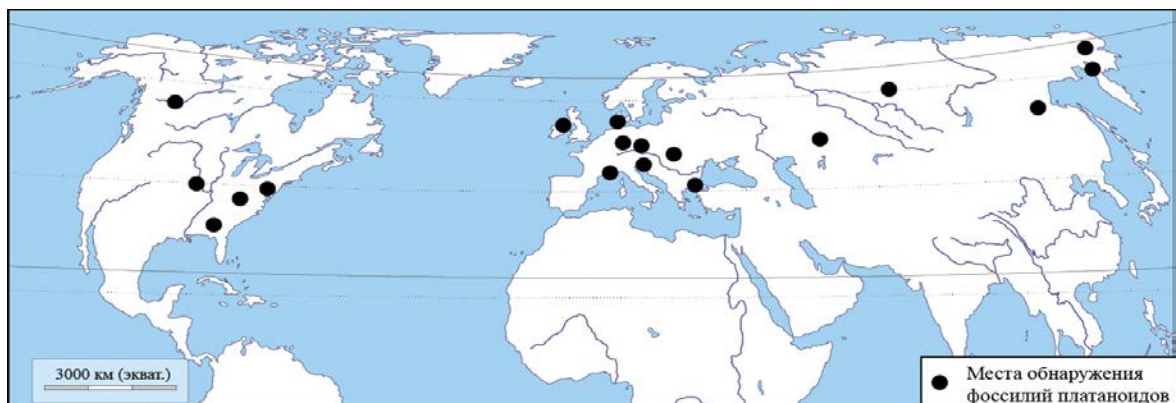


Рис. 4. Места обнаружения ископаемых платаноидов [2, 4, 8, 9, 10, 11, 13, 14].

Среди современных видов платана базальным и, вероятно, наиболее древним является индокитайский *P. kerrii*. Это подтверждается обеими кладограммами. Кроме того, одни из самых древних фоссилий платаноидов найдены на северо-востоке России [9]. Это позволяет считать областью происхождения *Platanus* Восточную Азию.

Меловые фоссилии платаноидов найдены в Западной Сибири [4, 10], Казахстане [11], Центральной Европе [14] и на востоке Северной Америки [2, 8]. Это позволяет утверждать, что из Восточной Азии *Platanaceae* быстро расселились на запад по всему Северному полушарию, чему способствовало и близкое положение Евразии и Северной Америки. Возможно, общий предок *P. orientalis*-клады был распространен по побережью моря Тетис, потом его ареал оказался разорван, а изоляция популяций привела к формированию самостоятельных видов.

В конце мела сибирские и казахстанские *Platanaceae* исчезли в результате похолодания климата, но, вероятно, в Юго-Восточной Азии платаны сохранились. Возможно, один из видов и являлся предком *P. occidentalis*-клады. Есть данные о нахождении о 3-лопастных листьев платаноидов в третичных отложениях на северо-западе Камчатки [9] и на западе Канады [13]. Это позволяет предположить, что во времена позднепалеоценового термального максимума предок *P. occidentalis* распространился по Берингийскому «мосту» из Северо-Восточной Азии в Северную Америку.

Предположительно в результате похолодания климата в олигоцене предок *P. occidentalis*-клады сместился к юго-востоку и вытеснил оттуда местных представителей *P. orientalis*-клады (или же к тому времени они уже вымерли в результате одного из похолоданий).

Окончательное же формирование современных видов *Platanus* произошло, скорее всего, после формирования барьеров, возникших или в результате изменения климата, или в результате тектонических поднятий.

Большее разнообразие платанов в Северной Америке (не в области происхождения!), чем в Евразии, объясняется тем, что в Евразии значительно распространены широтные барьеры, которые не позволяли видам "отступать" во время климатических катаклизмов.

В приведенном варианте развития событий Северная Америка заселялась представителями *Platanaceae* по меньшей мере 2 раза: с востока по побережью моря Тетис (предком *P. orientalis*-клады) и с запада по Берингийскому "мосту" (предком *P. occidentalis*-клады). Общая схема расселения рода представлена на Рис. 5.



Рис. 5. Схема расселения рода *Platanus*.

Итак, в процессе исследования были реконструированы филогенетические отношения между современными видами *Platanaceae* и предложена модель расселения рода *Platanus*. Также выяснено, что классический (традиционный) морфологический и современный

молекулярно-генетический методы могут взаимно дополнять друг друга и должны использоваться в комплексе. И только при комплексном подходе в филогенетических и биогеографических исследованиях можно получить наиболее достоверные результаты.

Список литературы:

- [1] Boothroyd, L. E. The morphology and anatomy of the inflorescence and flower of the Platanaceae / L. E. Boothroyd // *American Journal of Botany*. – 1930. – №17 (7). – P. 678-693.
- [2] Crane, P. R. Early Cretaceous (Early to Middle Albian) platanoid inflorescences associated with *Sapindopsis* leaves from the Potomac Group of eastern North America / P. R. Crane, K. R. Pedersen, E. M. Friis & A. N. Drinnan // *Systematic Botany*. – 1993. – №18 (2). – P. 328-344.
- [3] Feng, Y. Phylogeny and historical biogeography of the genus *Platanus* as inferred from nuclear and chloroplast DNA / Y. Feng, S.-H. Oh. & P. S. Manos // *Systematic Botany*. – 2005. – №30 (4). – P. 786-799.
- [4] Golovneva, L. B. A new platanaceous genus *Tasymia* (Angiosperms) from the Turonian of Siberia / L. B. Golovneva // *Paleontological Journal*. – 2008. – №42 (2). – P. 192-202.
- [5] Grimm, G. W. ITS evolution in *Platanus* (Platanaceae): homoelogenes, pseudogenes and ancient hybridization / G. W. Grimm & T. Denk // *Annals of Botany*. – 2008. – №101. – P. 403-419.
- [6] Kaul, R. B. Platanaceae / R. B. Kaul // *Flora of North America*. 19+ vols. Vol. III. New York and Oxford. 1993.
- [7] Kubitzki, K. Platanaceae / K. Kubitzki // *Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. II. Flowering Plants–Dicotyledons. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 1993. – P. 521-522.
- [8] Magallón-Puebla, S. *Quadriplatanus georgianus* gen. et sp. nov.: Staminate and pistillate platanaceous flowers from the Late Cretaceous (Coniacian-Santonian) of Georgia, U.S.A. / S. Magallón-Puebla, P. S. Herendeen & P. R. Crane // *International Journal of Plant Sciences*. – 1997. – №158 (3). – P. 373-394.
- [9] Maslova, N. P. Association of vegetative and reproductive organs of platanoids (Angiospermae): significance for systematics and phylogeny / N. P. Maslova // *Paleontological Journal*. – 2008. – №42 (12). – P. 1393-1404.
- [10] Maslova, N. P. Infructescences of *Friisicarpus* nom. nov. (Platanaceae) and associated foliage of the platanoid type from the Cenomanian of Western Siberia / N. P. Maslova & A. B. Herman // *Paleontological Journal*. – 2006. – №40 (1). – P. 109-113.
- [11] Maslova, N. P. *Krassilovianthus* gen. nov., a new staminate inflorescence with similarities to Platanaceae and Hamamelidaceae from the Cenomanian-Turonian of western Kazakhstan / N. P. Maslova, M. V. Tekleva, M. V. Remizova // *Review of Palaeobotany and Palynology*. – 2012. – №180. – P. 1-14.
- [12] Nixon, K. C. Revision of the Mexican and Guatemalan species of *Platanus* (Platanaceae) / K. C. Nixon & J. M. Poole // *Lundellia*. – 2003. – №6. – P. 103-137.
- [13] Pigg, K. B. Platanaceous Plants from the Paleocene of Alberta, Canada / K. B. Pigg & R. A. Stockey // *Review of Palaeobotany and Palynology*. – 1991. – №70. P. 125-146.
- [14] Tschan, G. F. *Credneria* and *Platanus* (Platanaceae) from the Late Cretaceous (Santonian) of Quedlinburg, Germany / G. F. Tschan, T. Denk, M. von Balthazar // *Review of Palaeobotany and Palynology*. – 2008. – №152. – P. 211-236.
- [15] GenBank [Электронный ресурс]: база данных общедоступных последовательностей ДНК. – URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank> (дата обращения 25.02.2016).
- [16] The Plant List [Электронный ресурс]: список всех известных видов растений. – URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения 25.02.2016).